



Centro Universitário de Brasília

Faculdade de Ciências da Saúde

MECANISMOS DE POLINIZAÇÃO

DAVID VIEIRA VALADÃO

Brasília – 2003

Centro Universitário de Brasília

Faculdade de Ciências da Saúde

Licenciatura em Ciências Biológicas – Habilitação Biologia

Mecanismos de Polinização

DAVID VIEIRA VALADÃO

Monografia apresentada para a
conclusão do curso de Biologia do
Centro Universitário de Brasília .

Orientação: Prof.: Dulce Maria Succena da Rocha (FACS-UniCEUB)
Prof.: Cláudio Henrique Cerri e Silva (FACS-UniCEUB)

Brasília – 1º semestre / 2003.

AGRADECIMENTOS

O final de uma jornada de estudos que leva à conquista de um grande sonho, que é a conclusão de um curso superior, não é possível sozinho. Ao longo de minha vida, por várias vezes, tive pessoas que me estenderam a mão e prestaram ajuda. Tais pessoas merecem sem dúvida, serem homenageadas neste momento. A minha mãe, que sempre acreditou em minha capacidade. Aos professores Cláudio, Dulce e Engel, que em muito enriqueceram os meus conhecimentos. A meu amigo Roberto Cavalcante Mesquita, que muito colaborou para meu sucesso profissional. Ao Caio, Daniel, Américo, Luciano, Wagner, Nelsinho, Priscila, Marco e tantos outros que contribuíram positivamente em minha vida.

RESUMO:

A polinização consiste na transferência do gametófito masculino imaturo, ou seja, o grão-de-pólen até as porções femininas da flor. Esta transferência é primordial para a reprodução do maior grupo de plantas, as angiospermas. Vento, água, e até mesmo alguns insetos, aves e mamíferos, podem atuar como vetores do pólen. Cada espécie de angiospermas possui atributos florais específicos para possibilitar a ação de um vetor em particular. Em ambientes tropicais, a polinização biótica é preponderante, produzindo algumas vezes, interações altamente específicas.

Palavras-chave: (Polinização, pólen, polinização biótica, polinização abiótica, anemófila, hidrofílica, quiropterofilia, ornitofilia, entomofilia coevolução).

SUMÁRIO

1 – Introdução.....	1
2 – Polinização.....	2
3 – Importância da polinização.....	3
4 – Polinização cruzada.....	4
5 – Associação entre Planta e polinizador.....	6
6 – Vetores bióticos do pólen.....	7
7 – Síndromes de polinização.....	9
8 – Polinização pelo vento.....	9
9 – Polinização pela água.....	10
10 – Polinização por morcegos.....	11
11 – Polinização por pássaros.....	12
12 – Polinização por insetos.....	14
12.1 – Polinização por besouros.....	15
12.2 – Polinização por moscas.....	15
12.3 – Polinização por borboletas e mariposas.....	17
12.4 – Polinização por abelhas.....	18
13 – Polinização em orquídeas.....	21
14 – Polinização em ambientes tropicais.....	21
15 – Evolução dos sistemas de polinização.....	23
16 – Considerações finais.....	27
17 – Referências bibliográficas.....	18

Viva o Santos
!

1 – INTRODUÇÃO

As Angiospermas compreendem a maior parte das plantas com sementes. Com 235000 espécies, elas ocupam vários tipos de ambientes pelo globo. De desertos como o do Saara, até regiões do clima extremamente frio, de florestas tropicais, quentes e úmidas até ambientes marinhos; as angiospermas se fazem presente de forma importante. Para o homem várias espécies de Angiospermas são de interesse econômico para a agricultura (como milho, arroz, soja) e mais, recentemente, a medicina tem um interesse especial por substâncias que podem ser extraídas de plantas, sobretudo de Angiospermas.

Para a reprodução de uma Angiosperma, ou seja, para a produção de sementes, é preponderante que ocorra a polinização, o que possibilita a junção dos gametas masculinos e femininos, dando origem então do embrião da semente, a nova planta.

É importante ressaltar que as Angiospermas passam por um ciclo de vida diplobionte e heteromórfico, ou seja, possuem duas gerações de vida: esporófito ($2n$) e gametófito(n), estruturas morfológicamente distintas. A flor é o órgão vegetal de reprodução destas plantas, sendo formada pelos verticilos estéreis; cálice (conjunto das sépalas) e corola (conjunto das pétalas); e verticilos férteis; o gineceu (parte feminina); e o androceu (parte masculina).

O Androceu é formado pelos estames que sustentam as anteras, estrutura situada no ápice do Filete do estame, irá produzir o grão-de-pólen. O Grão-de-pólen é o resultado da germinação do esporo produzido na antera, o micrósporo. Portanto, o grão-de-pólen é na realidade o gametófito(n) masculino jovem, que ainda não produziu os gametas masculinos.

A polinização consiste na transferência do pólen das anteras até as partes femininas da flor. Após esse processo ele dará origem ao tubo polínico que nada mais é do que o gametófito masculino adulto, ou seja, produtor de gametas, o que possibilitará a fecundação.

Vários vetores, Bióticos ou Abióticos, podem estar envolvidos no modo como a polinização ocorre. Vento, água (abióticos), insetos, aves e mamíferos, especialmente morcegos, (bióticos), são os principais vetores do pólen.

Cada espécie de planta está relacionada com um tipo de vetor supracitado. Por isto a flor deve apresentar uma série de atributos florais, como cores, odores, formas e tamanho de verticilos, substâncias produzidas e outras características, que possibilitam a ação do vetor específico do pólen. A este conjunto de atributos florais, dá-se o nome de síndromes de polinização.

Este trabalho tem por objetivo mostrar a grande diversidade de mecanismos de polinização que ocorrem, bem como perceber os mecanismos mais comuns que existem em ambientes tropicais, e procurar elucidar como se deu a evolução da polinização, sobretudo a polinização biótica.

2 – POLINIZAÇÃO

Nas Angiospermas a polinização é um processo que consiste na transferência do grão-de-pólen das Anteras (após sua deiscência) dos estames até o estigma da flor (abertura do gineceu). A polinização também ocorre em Gimnospermas, contudo o pólen é liberado do Estróbilo masculino diretamente para o óvulo (localizado no Estróbilo feminino) (Faegri & Pijl 1979, Raven et al. 2001).

O grão-de-pólen, na realidade consiste no Microgametófito masculino imaturo. Nas Angiospermas o grão-de-pólen possui duas camadas que o revestem, a intina e a exina. A primeira, mais interna, é composta de celulose e pectina. A segunda, mais externa, é composta de uma estrutura extremamente resistente, a esporonina. Estes envoltórios apresentam poros, para possibilitar a saída da célula do tubo e conseqüentemente o aparecimento do tubo polínico (gametófito masculino maduro, ou seja, produtor de gametas). Os referidos poros podem ser em número de três, nas Dicotiledôneas (soja, feijão); e em número de um, nas monocotiledôneas (milho, grama). Protegido pelos envoltórios supracitados, o pólen das Angiospermas, possui duas células. Uma arredondada, a célula do tubo; responsável pela construção do tubo polínico. A outra, uma célula em forma de meia lua; a célula geradora, responsável pelo aparecimento dos gametas masculinos (os núcleos espermáticos) (Soares 1993, Raven et al. 2001).

3 – IMPORTÂNCIA DA POLINIZAÇÃO PARA AS ANGIOSPERMAS

A transferência do grão-de-pólen até as proximidades do gametófito feminino é fundamental para a reprodução das Angiospermas, pois, após a polinização, ocorre o desenvolvimento do tubo polínico (Gametófito masculino), estrutura produtora dos gametas masculinos (os núcleos espermáticos), em número de dois. Um dos núcleos espermáticos fecundará a oosfera (o gameta feminino, produzido pelo saco embrionário – gametófito feminino). Desta fecundação surgirá uma célula ovo que resultará na formação de embrião da semente (estrutura que é diplóide). O outro núcleo espermático se unirá a outras duas células do saco embrionário, os núcleos polares, formando uma célula triplóide, que dará origem ao endosperma (tecido da semente dos vegetais espermatófitos que armazenam os nutrientes necessários à germinação do embrião). Nas Angiospermas, este endosperma é triplóide, ao passo que em Gimnospermas, ele é haplóide, em virtude dele ser derivado de tecidos da fase gametofítica feminina (Megaprotalo) (Faegri & Pijl 1979, Soares 1993, Raven et al. 2001).

Portanto, a polinização possibilita a fecundação da oosfera (gameta feminino) por um gameta masculino, e posteriormente culmina na formação do embrião diplóide da semente (que na realidade é o esporófito jovem). Algumas Angiospermas podem produzir sementes sem que tenha existido fecundação. Tal processo ocorre, por exemplo, em *Celtis iguanala*, sendo chamado de Apomixia.(Faegri & Pijl 1979, Arruda & Sazima 1988, Raven et al 2001)

A transferência de pólen da antera de uma flor para o estigma da mesma flor, ou de outra flor da mesma planta e chamada de autopolinização. Quando a transferência do pólen ocorre entre indivíduos geneticamente diferentes diz-se que a polinização é cruzada (Soares 1993, Raven et al. 2001).

Em muitas Angiospermas a autopolinização constitui uma forma regular de reprodução. Em zonas temperadas a autopolinização é uma forma de reprodução adotada por cerca de metade das plantas. De maneira geral as plantas que se reproduzem por autopolinização possuem flores pequenas. Em algumas espécies plantas, a autopolinização ocorre antes da Antese (abertura do botão

floral) da flor, sendo esta forma de autopolinização chamada de Cleistogamia. Em algumas plantas, a autopolinização ocorre dentro do botão floral que nunca se abre (flores Cleistógamas, como algumas violetas e gramíneas). Mesmo em plantas em que ocorre polinização cruzada, a autopolinização pode ocorrer, como no caso da *Ruellia asperula* (Acanthaceae) e em *Vochysia cinnamomea* (Vochysiaceae). No primeiro caso a forma predominante de polinização é cruzada, sendo realizada por algumas espécies de Beija-Flores. No segundo caso, insetos (da ordem Himenoptera e Lepidoptera) e algumas aves (da ordem dos Apodiformes) são visitantes florais e possíveis polinizadores. Contudo nos dois exemplos supra citados a autopolinização é uma forma reprodutora comum, mais, no entanto, não predominante, pois nas duas espécies de plantas o sucesso reprodutivo das polinizações cruzadas supera o sucesso de autopolinizações, ou seja, produz mais frutos e sementes (Faegri & Pijl 1979, Futuyma 1986, Soares 1993, Machado & Sazima 1995, Santos et al. 1997, Storer et al. 2000, Raven et. al. 2001).

4 – POLINIZAÇÃO CRUZADA

Para a maioria dos Eucariotos, a reprodução sexuada constitui o método mais importante pelo qual tais organismos aumentam a variabilidade genética. Nas Angiospermas a potencialização do aumento da variabilidade genética é obtido por meio da polinização cruzada. Vários mecanismos estão envolvidos na promoção desta polinização. Plantas dióicas (como o Salgueiro, Azevinho e Tamareira), as flores femininas estão em um indivíduo e as masculinas em outro. Sendo assim em plantas dióicas sempre ocorre polinização cruzada. Mesmo em plantas monóicas (em que as flores masculinas e femininas ocorrem na mesma planta), ou então em plantas que ocorrem flores hermafroditas (ou seja, com o gineceu e androceu) a polinização cruzada pode ocorrer. A Dicogamia constitui um mecanismo promovedor da polinização cruzada nestes casos. Neste processo as partes masculinas (estames) e femininas (gineceu) alcançam a maturidade em períodos diferentes. Sendo assim, uma planta com o estigma receptivo necessariamente receberá grãos-de-pólen de uma planta em que os estames estão amadurecidos. Quando os estames de uma planta amadurecem antes das partes

femininas, diz-se que a planta apresenta potandria. Agora, se ocorrer o inverso, o estigma se tornar receptivo antes da deiscência das Anteras dos estames, diz-se que a planta apresenta protoginia. (Faegri & Pijl 1979, Raven et al. 2001).

A heterostilia também é um mecanismo promovedor da polinização cruzada, em Angiospermas. As flores da *Primula vulgaris* são heterostilicas, apresentando duas formas: plantas com estiletes longos e anteras dispostas inferiormente (forma longistila), e plantas com estilete curto e anteras elevadas por longos filetes (formas brevistilas). Esta situação facilita que o pólen seja depositado pelo polinizador no estigma de uma planta do tipo oposto, ou seja as flores brevistiladas recebam pólen de flores longistiladas e vice-versa. No caso da *P. vulgaris*, e também do gênero *Erythroxylum*, família Erythroxylaceae (em algumas espécies deste gênero); as plantas podem apresentar tanto flores longistilas como flores brevistilas. Tal situação é denominada Distilia. A Distilia, documentada em estudos realizados em várias espécies de *Erythroxylum campestre*, *E. suberosum*, *E. fortunei*, *E. caca*. A Distilia foi extensivamente estudada em *Primula* (Granja & Barros 1998, Darwin 1877, Ornduff 1979, Richards & Ibrahim 1982, Dulberger 1992), sendo considerado uma manifestação de auto-incompatibilidade, na qual o pólen é fisiologicamente rejeitado (e geneticamente controlada). Comumente esta rejeição está condicionada a uma série de diferenças florais como, altura de filetes e estames (heterostilia), tamanho do grão-de-pólen e das papilas estigmáticas. Em alguns casos, flores Brevistiladas podem produzir grãos-de-pólen compatíveis com o tamanho das papilas estigmáticas de flores longistiladas, ou flores longistiladas com grãos-de-pólen compatíveis com o tamanho das papilas estigmáticas das flores brevistiladas, e assim proporcionando a necessidade de ocorrer polinização cruzada para possibilitar a reprodução (Futuyma 1986, Granja & Barros 1998, Raven et al. 2001).

A auto-incompatibilidade (citada) constitui juntamente com os outros fatores, já citados (plantas dióicas, a dicogamia e a heterostilia), um importante mecanismo de inviabilização da auto-esterilidade, e geralmente possui alelos múltiplos – A^1 , A^2 , A^3 , e assim por diante. Esta auto-incompatibilidade pode ocorrer de duas formas: auto-incompatibilidade gametofítica, e auto-

incompatibilidade esporofídica. No primeiro caso, se o grão-de-pólen carrega no seu loci para incompatibilidade um alelo que seja igual a um dos alelos do tecido diplóide do estigma ou no estilete, a entrada do tubo polínico (gametófito masculino) é barrada no estigma ou no estilete. No segundo caso, o comportamento do pólen é determinado pelo genótipo da planta produtora do pólen. Portanto, o tipo de relação entre os alelos que ocupam o loci de incompatibilidade é que determina a aceitação ou rejeição do grão-de-pólen no estigma (Faegri & Pijl 1979, Raven et al. 2001).

5 – ASSOCIAÇÃO ENTRE PLANTAS E POLINIZADORES

Na transferência de pólen (polinização) podem estar envolvidos vetores abióticos (forças físicas como o vento e a água), ou fatores bióticos (principalmente animais como insetos (abelhas, vespas, borboletas e outros), aves (beija-flores principalmente) e mamíferos (no caso do morcego principalmente) (Faegri & Pijl, 1979).

A polinização pelo vento é a forma predominante de polinização abiótica. A anemofilia (como é chamada a polinização realizada pelo vento), é observada não só em algumas famílias de Angiospermas (sendo a forma principal de polinização nas famílias: Gramineaceae e Cyperaceae), mais também em Gimnospermas (principalmente no filo Coniferophyta). Contudo, a anemofilia em Angiospermas tem sua origem evolutiva em Gimnospermas, mas em Angiospermas primordialmente polinizadas por insetos. Portanto a Anemófila é derivada da Entomofilia (polinização por insetos). Isto é evidenciado pela observação em flores de muitas plantas em que a polinização pelo vento ocorre, a presença de nectários (*Canabis*, *Urtica*), e algumas vezes, alguns odores específicos. Tais características presentes comumente em plantas polinizadas por insetos (Faegri & Pijl 1979, Soares 1993, Raven et al. 2001).

Outro vetor abiótico do pólen é a água. Na hidrofilia (como é chamado o processo de transferência do pólen através da água), os grãos-de-pólen podem ser transportados sobre a superfície da água, neste caso sendo chamado de Epidrofilia. Em Angiospermas, cerca de 79 famílias e 380 gêneros, são plantas de

vida aquática submersa, existindo representantes vivendo em água salgada ou de água doce. Plantas em a polinização ocorre sobre a superfície da água presume-se que os grão-de-pólen sejam repelidos pela água e assim emergem na superfície. Agora quando a polinização ocorre com o pólen sempre submerso, então o grão-de-pólen é muito resistente ao umedecimento (Faegri & Pijl 1979, Raven et al. 2001).

A gravidade também constitui uma força física que pode atuar como vetor (abiótico) do pólen, mas tal força está importantemente ligada à autopolinização (sendo que a autopolinização, além de ser promovida pela ação da gravidade, pode ser promovida pela ação de um vetor Biótico, como um inseto, que deposita o pólen da própria planta sobre seus estigmas). (Faegri & Pijl 1979).

6 – VETORES BIÓTICOS DO PÓLEN

Assim como o vento e a água, alguns animais constituem importantes vetores bióticos do pólen para Angiospermas. Borboletas, abelhas, vespas, besouros e outros insetos, bem como beija-flores e algumas aves passeriformes, como o *Saltador atricollis*, e *Volatinia jacarina*, (ambos passeriformes da família Fringillidae), e até morcegos (Mamalia Chiroptera), são exemplos de animais que atuam como agentes polinizadores. (Barbosa 1999, Storer et al. 2000).

A polinização realizada por animais, constitui uma importante forma de interação entre plantas e animais, sobretudo nas Angiospermas. Contudo, tais interações são vistas em Gimnospermas dos filos Cycadophyta e Gntophyta, onde algumas espécies de besouros têm sido frequentemente encontradas em associação com os estróbilos masculinos (onde o pólen é produzido) se alimentando de pólen, e mais raramente associados com estróbilos femininos (Faegri & Pijl 1979, Howe & Westley 1988, Raven et al. 2001).

Freqüentemente, as interações existentes entre animais e plantas constituem uma importante forma de mutualismo do tipo dispersivo. O mutualismo ocorre quando duas ou mais espécies interagem de forma benéfica para as espécies envolvidas. Contudo o mutualismo não é meramente uma troca de favores, e sim uma mútua exploração, ou seja, a planta explora o animal

polinizador que ao realizar a polinização contribui para a reprodução vegetal. Por parte do animal, comumente encontra, ao visitar as flores, alimentos (geralmente o néctar, uma solução com alto valor energético, pois contém carboidratos em concentração comumente superior a 15%, e o próprio pólen de outras substâncias) (Howe & Westley 1988, Soares 1993, Ricklefs 1996).

Estudos mostram que em polinizações Bióticas, o número de grãos-de-pólen por óvulo produzidos é menor do que em polinizações Abióticas. As plantas *Corylus avellana*, *Fagus silvatica*, duas Angiospermas polinizadas pelo vento, produzem 2549 e 637 grãos-de-pólen por óvulo respectivamente. Comparando-se estes valores com os obtidos em *Tilia cordata*, *Plantago lanceolata*, duas Angiospermas polinizadas por insetos, a produção de pólen por óvulo cai consideravelmente para 44 e 15 respectivamente. Parece então que polinizações feitas por animais, por serem mais precisas, envolvem a produção de uma menor quantidade de grãos-de-pólen do que em polinizações abióticas, como a realizada pelo vento, que por ser mais imprecisa, pois o pólen pode perder-se no ambiente, produz uma grande quantidade de grãos-de-pólen para garantir sua reprodução (Faegri e Pijl 1979).

Outra importante observação é o fato da polinização Biótica ser a forma predominante de polinização entre plantas tropicais. Boa parte das espécies de plantas tropicais é polinizada por uma vasta gama de insetos (abelhas, borboletas, besouros, mariposas, vespas, etc...), e em menor proporção por vertebrados (principalmente beija-flores, morcegos e até mesmo alguns mamíferos não voadores, especialmente marsupiais e primatas). A distancia entre os parceiros sexuais, ausência de vento (principalmente em florestas densas), baixo sucesso reprodutivo da autopolinização (produz pequena quantidade de frutos quando comparada com polinização cruzada), parecem ser fatores que tornam a polinização biótica preponderante para a reprodução de várias Angiospermas tropicais. Contudo mesmo nestas regiões a polinização abiótica está presente, em algumas famílias, como nas Gramíneas e nas Ciperáceas (polinizadas pelo vento), comuns em savanas, cerrados, brejos e outras regiões onde venta muito. (Janzen 1977, Gribel 2001).

7 – SÍNDROMES DE POLINIZAÇÃO

As plantas não têm como se movimentarem para aproximarem-se dos parceiros sexuais para possibilitarem a polinização. As Angiospermas desenvolveram uma série de características para permitir a transferência do pólen de um parceiro sexual para o outro. Tais características estão incorporadas à flor como, cores, odores, formas e posicionamento das pétalas, estames, estigmas; substâncias que são produzidas (como o néctar), são algumas características que as flores podem apresentar que acabam por otimizar e maximizar a transferência de pólen por meio de um vetor, que pode ser biótico ou abiótico. Ao conjunto de características que uma flor apresenta que promove a ação dos agentes de polinização recebe o nome de Síndromes de Polinização (Howe & Westley 1988, Raven et al. 2001).

8 – POLINIZAÇÃO PELO VENTO

A anemófilia, polinização pelo vento, é comum em alguns grupos de plantas Fanerógamas. Nas coníferas constitui a forma principal de polinização. Nas Angiospermas, a polinização anemófila está presente nas famílias. Graminiaceae, Ciperaceae, Ulmaceae, Juncaceae e algumas outras (Faegri & Pijl 1977, Arruda & Sazima 1988, Raven et al. 2001).

Flores polinizadas pelo vento apresentam vários atributos florais característicos como: perianto reduzido, sem atrativos, anteras bem expostas com deiscência explosiva (liberação de um grande número de grãos-de-pólen ao mesmo tempo); estigmas com ampla superfície e subdividida, grãos-de-pólen pequenos e lisos, pequenos números de óvulos, flores reunidas em inflorescência densas. Tais características florais constituem a síndrome da anemófila (Faegri & Pijl 1979, Arruda & Sazima 1988, Raven et. al. 2001).

A *Celtis iguanaea*, é uma Angiosperma (família Ulmaceae) considerada predominantemente anemófila. Esta planta se desenvolve principalmente na borda de mata, o que favorece o transporte do pólen pelo vento. Outra característica observada, não só em *C. iguanaea*, mas em várias Angiospermas anemófilas, é o

fato dos indivíduos crescerem em agrupamentos (ou seja, as plantas surgem em manchas de diversidade muito baixa). A sincronia entre a floração de uma espécie anemófila e o período de maiores ventos é uma característica comum às plantas com polinização pelo vento. Um bom exemplo de sincronia de floração ocorre na *C. iguaneae* que cresce na borda da mata mesófila (observada em Campinas, São Paulo) floresce de setembro a novembro; períodos em que se tem vento mais intenso. (Janzen 1977, Arruda & Sazima 1899).

9 – POLINIZAÇÃO PELA ÁGUA

A hidrofilia, ou polinização pela água, é um processo relativamente raro em Angiospermas. Como já foi dito anteriormente, na polinização hidrofílica, o pólen pode ser transportado sob água de uma planta a outra. Em alguns casos o pólen tem forma de filamento, o que aumenta as chances de contactar estigmas receptivos. Em alguns gêneros aquáticos o pólen filiforme não apresenta exina. Em outras Angiospermas aquáticas o pólen é transportado na superfície da água. Tal fato ocorre em *Vallisneria spiralis*. Esta planta dióica produz flores femininas que surgem submersas e são elevadas até a superfície da água, flutuando um pouco acima da zona de tensão superficial da água, criando uma depressão em torno da flor carpelada (feminina). Já as flores estaminadas (masculinas), são produzidas em inflorescências submersas que sofrem uma fissura, e então as flores masculinas são liberadas e flutuam até a superfície da água, deslocando-se até a depressão criada em torno da flor carpelada. Com isso os estames da flor masculina contactam os estigmas (da flor feminina), possibilitando a transferência do pólen. Contudo na maioria das Angiospermas de vida aquáticas produz flores acima da superfície da água, e apresentam polinização realizada pelo vento, ou mesmo por insetos, como seus ancestrais terrestres (Faegri & Pijl 1979, Raven et al. 2001)

10 – POLINIZAÇÃO POR MORCEGOS

A Quiropterofilia, polinização por morcegos, é uma forma de polinização encontradas em áreas tanto do velho como do novo mundo. Mais de 250 espécies de morcegos incluem um pouco de frutos, néctar ou, e pólen em sua alimentação. Estas espécies de morcegos têm focinho alongado, línguas longas e extensíveis, comumente com a presença de uma estrutura semelhante a uma escova na ponta da língua, e dentes frontais reduzidos ou ausentes. (Raven et al. 2001)

As flores polinizadas por morcegos apresentam várias características, representando a síndrome de Quiropterofilia. Flores com Antese (abertura) noturna e vistosa, coloração pouco evidente, e estas flores liberam um odor forte de material fermentado, e estão dispostas nas plantas, penduradas por longos pedicelos, distante das folhagens, onde os morcegos podem voar com facilidade. A produção de néctar de flores polinizadas por morcegos é grande. Além de néctar o pólen é importante na dieta dos morcegos como importante fonte protéica. As anteras são grandes, bem como a produção de pólen. Quando os morcegos voam de uma árvore para outra se alimentando de pólen, néctar e outras partes florais, eles acabam carregando em sua pelagem o pólen que transferem de uma flor para outra (Faegri & Pijl 1979, Fischer et al. 1992, Raven et al. 2001).

A família Bombacacea, que tem distribuição pan-tropical (sendo bem dispersa na América do Sul), é um grupo em que a polinização por morcegos é registrada em diversos gêneros como: *Adansônia*, *Ceiba*, *Bombax*, *Ochroma*, *Pseudobombax*, *Bombacopsis*. Estudos realizados em *Pseudobombax grandiflorum* mostram que seu período de floração estende-se durante os meses de junho a agosto, na época da seca, em que perdem suas folhas. O odor das flores de *P. grandiflorum* é fortemente adocicado, desagradável e sua intensidade varia com o estágio da Antese. Logo após a abertura da flor, o pólen e o néctar estão disponíveis, o estigma está receptivo e o odor é intenso. A abertura das flores durante o período noturno mantém a concentração média do néctar relativamente constante (pois ocorre pouca evaporação). Os morcegos *Anoura caudifer* e *Anoura gioftroyi* apresentam comportamento semelhante durante as visitas às flores de *P. grandiflorum* e *Bombacopsis calophylla*. Em grande parte das vezes

as visitas às flores são precedidas de vôos em torno da planta ou do ramo florido. Durante a visita à flor, o morcego realiza um vôo pairado e ao introduzir a língua no cálice da flor para retirar o néctar, entra em contato com as anteras e com o estigma com a parte anterior do corpo e com as asas. Em *P. grandiflorum* a atividade de visita dos morcegos é alta no início da noite, e diminui ao decorrer da noite. (Fischer et al. 1992).

As características florais de *P. grandiflorum* e também de *B. calophylla* constituem um exemplo clássico da “Síndrome de Quiropterofilia”, ou seja, antese explosiva das flores, odor desagradável, bem como néctar e pólen abundantes. A queda das folhas durante a época da floração ocorre em *P. grandiflorum* e algumas outras espécies de Bombacaceae, parecem estar associadas à época de floração, e não ao fato de tornar as flores acessíveis aos polinizadores, uma vez que as flores são terminais e estariam expostas mesmo que a planta apresentasse folhas nesse período como ocorrem em *B. calophylla*, que não perde as folhas durante a floração (Fischer et al. 1992).

11 – POLINIZAÇÃO POR PÁSSAROS

Além dos morcegos um outro grupo de vertebrados que podem atuar como vetores bióticos do pólen são os pássaros. A Ornitofilia, polinização por aves, é comum em vários grupos de Angiospermas como: *Aquilegia*, *Fuchsia*, algumas espécies de maracujá, *Eucalipitus*, *Hibiscus*, *Euphorbia*, e muitas espécies de cactus, bananeiras e orquídeas (Faegri & Pijl 1979, Raven et al. 2001).

Vários atributos florais estão relacionados com a Síndrome de Ornitofilia. Coloração vistosa (geralmente vermelha), flores tubulosas (zigomorfas), sem odor, néctar de produção contínua e em grande quantidade, grande distância entre os órgãos reprodutivos e a fonte alimentar, Antese diurna, e quando apresentam inflorescências, estas são amplas e terminais, com pedicelos resistentes que funcionam como plataforma de pouso, néctar copioso e acessível com estames na entrada da flor (Faegri & Pijl 1979, Machado e Sazima 1995, Barbosa 1999, Raven et al. 2001).

A *Ruelia asperula* (Acanthaceae) tem distribuição subtropical e tropical, com o hábito arbustivo com flores grandes e tubulosas. Beija-flores (Apodiformes – Trochilidae) são os visitantes mais comuns de suas flores e também insetos de aparelho bucal longo. As flores são tubulosas, zigomorfas (simetria bilateral), e de coloração vermelha. O estilete tem 60mm de comprimento e termina em estigma bífido, e os quatro estames projetam-se para fora da corola (contudo mais curtos que o estilete). O nectário situa-se na base do ovário e não há odor perceptível nas flores. Os principais visitantes das flores de *R. asperula* são os beija-flores de várias espécies, sendo que a espécie *Eupetionema macroura* realizou sempre visitas legítimas (contactou estigmas e anteras com a parte anterior do corpo). Outras espécies de beija-flores visitam as flores de *R. asperula*, mas nem sempre atuam como polinizadores, pois raramente contactam estigmas e anteras, atuando apenas como pilhadores de néctar, ou seja, retiram o néctar, mais raramente contaminam-se com o pólen. Algumas espécies de borboletas e de abelhas também atuam como pilhadores de néctar e, ou pólen (Machado e Sazima 1995, Storer et al. 2000).

Flores tubulosas como as da *R. asperula* com frequência, apresentam órgãos reprodutores distantes do nectário, favorecem a deposição do pólen em uma determinada região do corpo do polinizador, o que reduz a probabilidade de misturar grãos-de-pólen provenientes de outras espécies de plantas. Somando-se a isto a territorialidade de *E. malroua*, bem como as visitas ilegítimas dos demais beija-flores, não produz a mistura de pólen depositado nos estigmas das flores de *R. asperula*. (Machado & Sazima 1995).

Os beija-flores são os principais pássaros que atuam como polinizadores, contudo alguns Passeriformes podem também ser polinizadores. Na família Rutaceae, que possui cerca de 1500 espécies, a forma predominante de polinização é realizada por insetos (entomófilas). Contudo em *Hortia brasiliiana* (Rutaceae – sub família Toddaloideae), que ocorre no cerrado, a polinização é realizada por passeriformes (Barroso 1999)

Os atributos florais de *H. brasiliiana* apresentam algumas diferenças quando comparadas a flores polinizadas por beija-flores. A antese é diurna ou noturna, exala odor (semelhante à gordura) e as flores não são tubulosas. Contudo

o néctar é copioso, a exemplo das flores polinizadas por beija-flores. As diferenças relatadas acima podem ser resultado da interação da planta com o tipo de forrageio específico apresentado por passeriformes (Barbosa 1999).

Foram considerados polinizadores efetivos de *H. brasiliiana*, seis espécies de aves passeriformes, são elas: *Coryphospingus cuculatus*, *Salvator atricollis*, *Volatina jacarina*, *Zonotrichia capensis* (todas da família Fringilidae), *Mimus saturinus* (da família Mimidae) e *Schistochlamys ruficapilus* (da família Thraupidae). Foram observados vários indivíduos das espécies citadas acima que apresentavam comportamento similar durante a coleta do néctar. Eles pousavam na inflorescência e inclinando a cabeça coletavam o néctar, ou então pousavam no ramo mais próximo da inflorescência e esticando o corpo para erguer a cabeça e coletavam o néctar. O primeiro modo de pousar é comum para todas as espécies de Passeriformes citada, e favorecem o contato dos pés, penas, peito, cabeça e bico com os órgãos reprodutores da flor. O segundo modo, exibindo somente indivíduos *V. jacarina*, favorece o contato da cabeça e do bico com as partes reprodutivas da flor. Sendo assim os dois modos de pousar possibilitam a polinização (Barbosa 1999).

12 – POLINIZAÇÃO POR INSETOS

A Entomofilia consiste na polinização realizada por insetos. Este tipo de polinização está presente em Gimnospermas nas Cycadaceae modernas e Gnetofitas, os insetos estão presentes como vetores bióticos do pólen. Contudo nas Angiospermas uma grande variedade de espécie de plantas é polinizada por insetos. Abelhas, besouros, borboletas, constituem a vasta gama de insetos polinizadores (Faegri & Pijl 1979, Raven et al. 2000).

Para cada grupo de insetos polinizadores existe uma síndrome de polinização específica. Os atributos florais que atraem uma abelha até a flor não são os mesmos que atraem uma borboleta, por exemplo. Vejamos então cada um destes tipos específicos de síndromes de polinização para os insetos.

12.1 – POLINIZAÇÃO POR BESOUROS

As flores polinizadas por besouros têm cores pouco vistosas e geralmente exalam odor muito forte. São grandes e solitárias ou pequenas e organizadas em inflorescências. Nos besouros o sentido do olfato é mais desenvolvido que o visual. Por isto as flores são brancas ou cores pouco evidentes, mais odores fortes. Tais odores são semelhantes a frutos, condimentos ou alimentos fermentados. Os besouros podem se alimentar de néctar, pólen ou mesmo de verticilos florais (como por exemplo, as pétalas). Algumas plantas polinizadas por besouros possuem ovário ínfero (ovário é situado abaixo do ponto de inserção cada um dos verticilos florais, estéreis e reprodutivos). Algumas Magnólias, Lírios, Papoulas rosas selvagens e representantes da família Annonaceae, são exemplos de angiospermas polinizadas por besouros (Soares 1993, Carvalho & Webber 2000, Raven et al. 2001)

Os membros da família Annonaceae são predominantemente polinizados por besouros. Estes insetos se alimentam de pólen e néctar, e tecidos nutritivos das pétalas. Além de ser a fonte de alimento, as flores de espécies de plantas desta família, são os locais de cópula e de abrigo. Estas flores por ocasião da antese formam uma câmara devido à justaposição das pétalas (Carvalho & Webber 2000)

12.2 – POLINIZAÇÃO POR MOSCAS

Dentre os modos de polinização que ocorrem em flores tropicais, a polinização por moscas, denominada de Miiófilia, e considerada irregular e incerta, uma vez que moscas não alimentam sua prole e utilizam recursos alimentares variados. Entretanto em mata semidecídua e de altitude, e cerrado, estes insetos ocupam a segunda e a terceira posição entre os agentes mais importantes na polinização das florestas (Faegri & Pijl 1979, Pombal & Morellato 1995).

As flores que apresentam a síndrome da Miiófilia são regulares, de coloração escura (ou em alguns casos clara), néctar de fácil acesso e órgãos reprodutores bem expostos, (odor geralmente forte e fétido). Os membros da

família Asclepidaceae são freqüentemente polinizados por moscas (Faegri & Pijl 1979, Pombal & Marellato 1995, Raven et al. 2001).

A *Dendropanax cuneatum* (espécie arbórea de florestas semidecíduas do sudeste do Brasil – Família Araliaceae), tem moscas como polinizadores efetivos. As flores do *D. cuneatum* apresentam os atributos florais característicos da síndrome da Miiófilia. Contudo o fato do néctar ser de fácil acesso, e esta planta produzir muitas flores (o número de flores que se abrem por dia, numa inflorescência é de 120) favorece diversos visitantes de aparelho bucal curto (especialmente dípteros, mais também alguns Himenópteros). A fragrância e a coloração das flores exercem atração à longa distancia. Provavelmente os odores exalados pelas flores de *D. cuneatum* exercem atração sobre as moscas à longa distância (Pombal & Morellato 1995).

Várias famílias de dípteros são importantes na polinização do *D. cuneatum*, as espécies de moscas, *Morellia humeralis* e *Morelia dendropanacis*, foram consederados polinizadores efetivos, devido às dimensões do corpo, freqüência e comportamento durante as visitas além da presença de um grande número de indivíduos na mesma inflorescência. Um aspecto importante é que, as moscas possuem poucos pelos pelo corpo. Contudo a eficiência do transporte do pólen pode ser compensadas pela presença de substâncias lipídicas nos grãos-de-pólen (que provavelmente aumentam a adesão). Também a alta viabilidade dos grãos-de-pólen a abertura das anteras em períodos diferentes na mesma flor, parecem ser características que otimizam o fluxo de pólen (Faegri & Pijl 1979, Pombal e Morellato 1995).

Também as flores de *Casearia grandiflora* (Flacourtiaceae – habita matas Mesofilas) apresentam também a síndrome da Miiófilia. Contudo estes atributos florais (bem como os apresentados por *D. cuneatum*) não limita a polinização às moscas, e as flores podem ser consideradas, pelo menos em parte promíscuas. Contudo a observação de polinização por moscas em espécies arbóreas de plantas tropicais, com flores pequenas, sugere que estes insetos sejam especialmente importantes para a polinização nestes ambientes (Machado & Oliveira 2000).

Os dípteros da família dos Syrphidae são os visitantes mais comuns e por isto são bons polinizadores potenciais. A coloração clara e a facilidade ao néctar,

são aspectos importantes na atração de Siferídios e outras moscas que não possuem odor marcado. O contrário ocorre em flores Saproimiofilias, que são escuras e com forte odor (como ocorre em *Stapelia schinzii*) uma espécie africana de coloração escura e de odor de matéria orgânica em decomposição) (Machado & Oliveira 2000, Raven et al. 2001)

12.3 – POLINIZAÇÃO POR BORBOLETAS E MARIPOSAS

Mariposas e borboletas também constituem importantes vetores bióticos do pólen. A atração de um leptóderoo até a flor dá-se por uma combinação de cores e odores, flores polinizadas por borboletas são geralmente vermelhas ou alaranjadas ao passo que as flores polinizadas por mariposas, que são de hábito noturno, são brancas ou pálidas e de odor adocicado, é penetrante liberado após o pôr-do-sol (Raven et al. 2001)

A *Galipea jaminiflora*, Angiospermas da família Rutaceae, apresenta flores tubulares, zigomorfas, hermafroditas, de cor branca e exalam odor agradável, com antese crepuscular, caracterizando-se, por conta destes atributos florais, a síndrome da Fanelofilia (polinização por mariposas) (Faegri & Pijl 1979, Piedade & Ranga 1993).

Na polinização da *G. jaminiflora* as principais famílias de leptóteros que visitam suas flores durante o dia são: Pieridae, Nymphaliadae, Papilionidae e Hesperidae. As espécies de borboletas que mais visitam as flores da *G. jaminiflora* foram, *Morvina fissimacula* e *Astraptes fulgerator*, (ambas da família Hesperidae) que juntas foram responsáveis por 39,5% das visitas diurnas que foram observadas. Já entre os visitantes noturnos das flores *G. jaminiflora*, representantes das famílias: Gametridae, Piralidae e Noctuidae foram observados (Piedade & Ranga 1993).

As flores da *G. jaminiflora* possuem estames e estigmas em posição proeminente na entrada da corola, o que facilita o contato dos órgãos reprodutores com o corpo dos insetos durante a visita. Igualmente importante é que o posicionamento das anteras favorece a deposição do pólen na cabeça e na região dorsal do tórax. Esta deposição é vantajosa, pois não há desperdício de pólen

espalhado-o por todo o corpo do animal, bem como o pólen está depositado em local de difícil acesso durante o asseio corporal (Piedade & Ranga 1993).

Após o crepúsculo os Geométrídeos são polinizadores efetivos da *G. jaminiflora*. Eles estão morfológicamente adaptados às flores. Eles realizam movimentos para trás e para frente a fim de coletar o néctar e acabam, ao mesmo tempo, realizando polinização. A pequena produção de néctar por flor apresentada pela *G. jaminiflora*, faz com que os Geometrídeos visitem todas as flores de uma inflorescência para satisfazer suas necessidades nutricionais (Piedade & Ranga 1993).

Dos visitantes diurnos a borboleta *A. fuligator* é considerada como polinizador efetivo. As demais espécies, tanto diurnas quanto noturnas são consideradas pilhadoras. As borboletas da família Papilionidae, devido ao seu grande tamanho em relação à flor são consideradas polinizadoras ocasionais (Piedade & Ranga 1993).

Um outro importante caso de polinização realizada por mariposas, é o existente entre a *Yucca shidigera*, uma planta da família do lírio, e mariposa *Tegeticula maculada*. A relação existente entre a Iúcca e a mariposa é obrigatória, contudo não é o néctar que a mariposa foi buscar a visitar a flor da Iúcca. Na realidade, a mariposa deposita de um a cinco ovos na parede do ovário de cada flor de Iúcca que visita. Antes de abandonar a flor, a mariposa raspa o pólen das anteras, construindo uma bolota de pólen, que segura com as partes especialmente modificadas da boca. Então ela voa para outra planta e deposita a pequena bola sobre o estigma, e depois deposita seus na parede o ovário. Enquanto as larvas eclodem, elas se alimentam das sementes em desenvolvimento. Estima-se que as larvas consumam cerca de 20 % das sementes em desenvolvimento não prejudicando a reprodução da Iúcca (Ricklefs 1996, Raven et al. 2001)

12.4 – POLINIZAÇÃO POR ABELHAS

As abelhas constituem o principal grupo de animais que são visitantes de flores. O pólen e o néctar são especialmente importantes na dieta destes animais. O néctar e o pólen consumidos por uma abelha operária vai para o estômago de

mel. É atacado por enzimas que decompõem os carboidratos do néctar e, dextrose e levulose. Após o retorno a colméia, a operária regurgita o néctar digerindo em um favo, onde as “abelhas domésticas” trabalham novamente em suas bocas, causando-lhes novas mudanças químicas, e abanando às asas eliminam o excesso de água (Soares 1993, Storer et al. 2000, Raven et al. 2001).

As abelhas surgiram na terra com íntima relação com as Angiospermas. Inicialmente tais insetos alimentavam-se de néctar e também predavam pequenos animais como fonte de obtenção de proteínas. Entretanto, em algum ponto da evolução tocavam a proteína por vegetal, passando a consumir pólen. Paralelamente a isto as flores sofreram alterações em seus atributos, cores, formas, odores e outros a fim de maximizar a polinização por esses insetos, facilitando o reconhecimento das flores pelas abelhas (Carvalho & Marchini 1999).

Os atributos florais de Angiospermas polinizadas por abelhas são geralmente aromáticos e fornecem quantidade moderada de néctar por flor. Possuem pétalas vistosas e coloridas, comumente azuis e amarelas. Fotografias têm mostrado que algumas vezes estas flores apresentam padrões de coloração invisível aos olhos humanos. O nectário é geralmente situado na base do tubo da corola, sendo acessível somente para aparelhos bucais especializados, como os das abelhas, tornando-se então um recurso difícil de se explorado por pilhadores de néctar. Também é comum a existência de uma plataforma de pouso para as abelhas (na realidade pétalas posicionadas de modo a possibilitar o pouso de uma abelha). Nas orquídeas, por exemplo, possuem uma grande pétala, o labelo, que serve como plataforma de pouso. Tais atributos florais caracterizam a síndrome da melitofilia (Soares 1993, Matias et al. 1996, Carvalho & Marchini 1999, Raven et al. 2001).

Em regiões de clima temperado as abelhas do gênero *Bombus* (Manangavas) constituem os visitantes florais mais comuns. Estas são abelhas sociais, que só conseguem voar quando seus músculos atingem 32 °C de temperatura. Para manter esta temperatura elas necessitam de um grande consumo de néctar. Em zonas temperadas da América do Norte e Eurásia, plantas como o *Lupinus*, *Delphinium*, *Erechties* são regularmente polinizadas por *Bombus*. Em zonas tropicais, os gêneros *Trigona* e *Melipona*, constituem os principais grupos

de abelhas sociais polinizadoras. Em alguns aspectos a atuação de abelhas sociais como polinizadoras de plantas é compatível a atuação de vertebrados. Como um beija-flor ou morcego, uma colméia inteira exige grande quantidade de alimentos por indivíduo (pensando o indivíduo a colméia como um todo) ao longo da vida. (Janzen 1977, Raven et al. 2001)

Além de abelhas sociais, as abelhas solitárias podem também atuar como polinizadoras. Abelhas solitárias e grandes do gênero *Epicharis*, são as principais polinizadoras da *Vochysia cinnamomea* (angiosperma da família Vochysiaceae). Na verdade o gênero *Vochysia* apresenta muita semelhança em relação à biologia floral e parecem estar adaptadas aos mesmos polinizores. Na *Vochysia cinnamomea* a antese é diurna, e durante este processo o estame é submetido a uma tensão, e normalmente o filete se rompe na base. Com isto a antera cai e o pólen fica depositado na superfície externa do filete. O estigma (situado no ápice do estilete) não é contaminado com pólen neste processo e já encontra receptivo desde a antese. Os visitantes mais comuns de *V. cinnamomea* são as abelhas grandes do gênero *Epicharis*. Durante a visita o estilete fica posicionado ao lado do corpo da abelha, de maneira que a superfície do estigma não entra em contato com o corpo do polinizador durante a visita. O contato com o estigma dá-se quando a abelha pousa ou levanta vôo. Também beija-flores e algumas borboletas visitam as flores de *V. cinnamomea*, mas coletam o pólen a distância e raramente contactam o pólen ou a superfície estigmática, sendo considerados polinizadores ocasionais, ao contrário das abelhas do referido grupo, que são polinizadores específicos (Santos et al. 1997)

A *Apis melífera*, abelha doméstica, constitui uma espécie especialmente importante de polinizador. Ela é o polinizador principal de várias espécies de plantas além de ser economicamente importante, pois apicultores a utilizam para produção de mel. Estudos realizados no Vale do Rio Paraguaçu (Castro Alves-BA) mostram que *A. melífera* é o polinizador mais frequente e comum de algumas famílias de Angiospermas, como em Astraceae e Fabaceae e muitas outras. Também estudos realizados com a *Jacquemontia multiflora* (Angiosperma – Convulaceae), em Santa Maria da Boa Vista-PE, mostram *A. melífera* como o

polinizador mais freqüente (Carcvalho & Marchini 1999, Storer et al. 2000, Piedade-Kill e Ranga 2000).

13 – POLINIZAÇÃO EM ORQUÍDEAS

A família Orchidaceae são monocotiledôneas epífitas com cerca de 7500 espécies. As flores possuem o labelo, que é uma pétala em forma de tubo, que serve para o pouso do inseto polinizador, estames e o estigma estão no labelo de modo que sempre contactem o corpo do polinizador em cada visita desde. Os grãos-de-pólen encontram-se aderidos formando grumos denominados de polinários. Desta forma o polinizador retira um polinario (no mínimo) em cada visita (Soares 1993, Raven et al. 2001).

No gênero *Ophrys*, as orquídeas atingem estratégias no mínimo interessantes. A flor possui o labelo que se assemelha a fêmeas de espécies de insetos. Florescendo no início da primavera (antes da eclosão das fêmeas), os machos são atraídos e tentam copular com as flores, sendo assim, durante uma visita “sexual” uma polínia é depositada no corpo do inseto. Quando o inseto visitar outra flor, a polínia pode ser capturada no local correto da flor, efetivando então a polinização (Raven et al. 2001)

14 – POLINIZAÇÃO EM AMBIENTES TROPICAIS

Polinização Biótica é a forma predominante de polinização que ocorre em florestas tropicais abrangendo cerca de 98% da diversidade existente. Este tipo de polinização também existe em regiões não tropicais (áridas, semi-áridas, temperadas). Contudo a variedade de vetores bióticos do pólen é muito mais rica em regiões tropicais. Vertebrados e uma vasta gama de insetos são encontrados como polinizadores (geralmente um polinizador apenas para cada espécie de planta), estabelecendo, na maioria das vezes, complexas interações com as plantas (Janzen 1977, Gribel 2001).

Vários fatores estão envolvidos constituindo uma pressão que determina a polinização Biótica. Boa parte das espécies de Angiospermas de plantas de

florestas tropicais apresentam uma maior produção de sementes quando ocorre polinização cruzada do que quando ocorre autopolinização. Contudo, plantas de sub-bosque podem produzir sementes por autopolinização (Gribel 2001)

Em florestas tropicais a ausência de vento, e a grande distancia entre parceiros sexuais impossibilita a ação do vento como vetor do pólen. Contudo em regiões tropicais a polinização anemófila e a forma predominante nas famílias Graminiaceae e Ciperaceae. Entretanto, tais plantas como: Bordas de mata, brejos e cerrados. As plantas anemófilas crescem como manchas de diversidade muito baixa. Contudo em espécies arbóreas tropicais, mesmo em populações puras, como no caso dos manguezais do litoral, ou nos estágios iniciais de sucessão ecológica, o vento não constitui um importante vetor do pólen para arvores tropicais. A ausência de polinização pelo vento implica em uma grande variedade de animais sustentados por recursos, disponíveis nas flores, produzidos pela comunidade vegetal. Ao passo que em regiões temperadas, a polinização pelo vento, alimenta os organismos da serrapilheira (Janzen 1977).

Regiões tropicais também contam com a maior parte dos vetores bióticos que agem como polinizadores, morcegos e beija-flores constituem os dois grupos de vertebrados polinizadores mais comuns. Contudo, marsupiais e alguns primatas podem atuar, como polinizadores. Flores polinizadas por morcegos aparecem em árvores grandes ao passo que as flores polinizadas por beija-flores surgem em plantas herbáceas, trepadeiras, arbustos e arvores pequena. É importante perceber que plantas polinizadas por vertebrados tendem a florescer a maior parte do ano. A alta necessidade nutricional dos vertebrados atua a favor de uma ampla época de polinização. Também constitui uma importante observação a ser feita, é o fato de que as polinizadas por vertebrados abrirá uma pequena parte das flores por dia ou por noite, sendo assim, é improvável que um animal fique satisfeito com uma única planta. Por consequência, não é comum interações atualmente específicas entre plantas e beija-flores ou morcegos. Na verdade eles exploram recursos oferecidos ns flores de varias espécies de plantas. Também é importante o fato de que vertebrados podem percorrer varias distancias. Morcegos podem voar de 3 a 16 quilômetros em uma noite em busca de alimento. Beija-flores podem até migrar entre habitas neotrópicas, como por exemplo, de terras mais baixas para

terras mais altas. Contudo a escassez de alimento em terras mais altas pode favorecer migrações para terras mais baixas. (Janzen 1977, Gribel 2001).

Em ambientes tropicais existe uma alta proporção de abelhas sociais. De 10 a 20 por cento das 200 a 300 espécies de abelhas de florestas tropicais são sociais. Por atuar ao longo de todo ano e pelo fato da colméia necessitar de um grande suprimento alimentar a atuação de abelhas sociais como polinizadores se assemelha a de um vertebrado (Janzen 1977)

Em zonas tropicais a polinização cruzada tem uma taxa maior que 80%, e muitas vezes aproxima-se dos 100%. Este fato é resultado de adaptações florais que dificultam a autopolinização, promovem o movimento dos polinizadores entre as plantas e a mecanismos de auto-incompatibilidade. Conseqüentemente vetores bióticos são exigidos, haja vista a grande distancia entre parceiros sexuais (Janzen 1977, Gribel 2001).

Regiões tropicais são famosas por interações altamente específicas entre plantas e polinizadores como são os casos (já citados) das Orquídeas do gênero *Ophrys*, da *Iúcca* e da mariposa (Janzen 1977).

15 - EVOLUÇÃO DOS SISTEMAS DE POLINIZAÇÃO

Plantas com sementes mais primitivas eram na maior parte dos casos polinizadas pelo vento (forma de polinização existente até hoje). Nas Cicadiaceas modernas e Gnetofitas, insetos que se alimentam de pólen e outras partes atuam como polinizadores (Raven et al. 2001)

Nas Angiospermas, quanto mais atraentes as flores se tornavam, mais vezes elas seriam visitadas, principalmente por insetos, mais sementes elas produziam. Qualquer atributo fenotípico adquirido que se tornar a mais chamativa e eficiente, mais freqüente seriam as visitas a ela, o que constituiria uma questão é pertinente, como adaptações florais, às vezes muito especializadas, teriam surgido? (Raven et al. 2001).

Especialmente nas polinizações bióticas, as adaptações surgidas, tanto na flor, quanto no polinizador, são frutos da interação animal planta ao longo do tempo. Quando as populações de duas linhagens ou mais interagem tão

intimamente (como é o caso da polinização), que cada uma delas exerce pressão seletiva forte, uma sobre a outra, resulta em uma adaptação simultânea. Também o ambiente exerce pressão seletiva sobre o mecanismo de polinização vigente, haja vista as considerações feitas sobre a polinização em ambientes tropicais, já citada, onde a polinização biótica é predominante por vários motivos (Ricklefs 1996, Gribel 2001).

Especialmente as interações existentes entre animais e plantas são em grande parte das vezes produtos de um mecanismo denominado coevolução. A coevolução é um termo de difícil definição, podendo ser entendido como uma evolução na qual a adaptabilidade de cada genótipo depende das densidades populacionais e da composição genética da própria espécie e da espécie com que interage. Então as respostas evolutivas recíprocas que ocorrem entre populações que interagem são referidas como fruto da coevolução. (Futuyma 1986, Ricklefs 1996).

Quanto mais específicas as relações entre plantas e animais polinizadores, mais precisa a evolução ocorreu e produz adaptações muito refinadas, como as espécies de figo que possuem única espécie de vespa como polinizador, ou no caso do colibri *Ensifera ensifera* que possui um bico extremamente longo, 80mm, que se alimenta especialmente de flores de maracujá (com corola de 114mm) (Futuyma 1986)

As interações animal polinizador constitui na maioria dos casos um caso de mutualismo dispersivo. Contudo é importante perceber que mutualismos não são frutos de comportamentos altruísticos das espécies envolvidas. Na realidade as espécies exploram uma a outra como recurso. A evolução dos mutualismos (incluindo os mutualismos dispersivos, que é o caso da polinização), tem sua origem em relações comensais, ou de relações parasita hospedeiro. Contudo nem sempre as interações produzidas nas relações de polinização constituem um mutualismo. Exemplo disto são as Orquídeas do gênero *Ophrys*. O zangão no caso não obrem nenhuma vantagem na visita à flor, pois ele na realidade é enganado pela semelhança do labelo com a fêmea da espécie (Futuyma 1986, Raven et al. 2001).

Sobretudo os insetos têm forte influência sobre a evolução dos atributos florais em Angiospermas, tendo em vista que surgiram juntamente no final do Cretáceo da era Mesozóica. Uma tendência evolutiva muito interessante foi o desenvolvimento do carpelo fechado que deu aos ancestrais de Angiospermas uma vantagem reprodutiva e conseqüentemente seletiva evitando que seus óvulos fossem predados por insetos. Posteriormente ainda maiores. Já no período terciário (40 a 60 milhões de anos atrás), grupos de insetos, como borboletas e abelhas, já haviam evoluído juntos por mais de 50 milhões de anos. Estes insetos influíram profundamente no curso evolutivo das Angiospermas. Além do ovário ínfero, a simetria zigomorfa (bilateral) está presente nos grupos mais modernos (Raven et al. 2001.).

16 – CONSIDERAÇÕES FINAIS

Diante do exposto neste trabalho vê-se uma grande diversidade de formas de polinização, que às vezes promovem interações altamente específicas. É importante perceber que o modo de polinização de uma família de Angiosperma é comum a todos os membros, ou pelo menos, a grande maioria, como por exemplo, as Gramíneas são predominantemente polinizadas pelo vento, Orquídeas, são predominantemente polinizadas por vespas. Quanto maior o grau de parentesco mais similar é o modo de polinização, haja visto as Orquídeas do gênero *Orphrys* em que o labelo tem semelhanças com fêmeas de abelhas, atraindo zangões como polinizadores.

Também é importante entender que não existe modo de polinização melhor ou pior. Cada um é resultado de interações entre ambientes e plantas, ou conforme o caso planta e animal polinizador, durante milhões de anos, produzindo esta ou aquela adaptação. O importante é que cada planta possui o modo de polinização que melhor lhe serve no ambiente que ocupa. Não existe mecanismo de polinização melhor ou pior, do mesmo modo que uma orquídea se reproduz bem com polinização específica, as Gramíneas também consegue se necessitar de um vetor biótico. Cada espécie possui as adaptações que adquiriu após milhões de anos de evolução, portanto, todos os meios vigentes de polinização são eficientes

para cada modo de vida de cada planta. Por exemplo, do mesmo modo que Gramíneas não vivem em locais em que venta pouco, orquídeas não vivem fora de locais onde não ocorrem seus polinizadores.

O predomínio de polinizações Bióticas em regiões tropicais, sobretudo em florestas tropicais como a Amazônica é fruto das pressões evolutivas decorrentes desse habitat. Por isto com a ausência de vento, distâncias entre parceiros sexuais tornam necessária a presença de um vetor biótico. Além disto, nessas comunicações, néctar e pólen, são recursos alimentares importantíssimos, que sustentam a vida animal, às vezes tais recursos são o único alimento incluído na dieta, como é o caso de beija-flores e abelhas.

Em cerrados e savanas, a polinização Abiótica por meio de vento ocorre comumente, possibilitada pela vegetação esparsa que possibilita a ação do vento. Contudo dois aspectos são importantes. Primeiramente a presença de polinização anemófila ocorre predominantemente nas Gramíneas e não em todas as árvores e arbustos que são de polinização Biótica. Isto denota que o fato de um ambiente ventar muito não implica necessariamente na polinização anemófila. O segundo aspecto é que em cerrados nas matas ciliares e de galerias, que estão submetidas a condições semelhantes ao de florestas tropicais, o predomínio de formas bióticas de polinização é maciço, tendo em vista que a cobertura vegetal do solo por Gramíneas desaparece, principalmente pela ausência de luz nos estratos mais baixos.

Evolutivamente os modos de polinização surgem fruto das interações do ambiente, planta, polinizador e planta. Portanto aquelas mudanças surgidas, se possuírem um alto valor seletivo, perpetuam-se para as gerações seguintes, tendo em vista, por exemplo, o carpelo fechado das Angiospermas como exemplo. A coevolução é um mecanismo que pode elucidar questões sobre como são moldadas estas adaptações nas flores e polinizador, às vezes tão refinadas. Contudo deve-se perceber que outras explicações podem ser cabíveis em lugar da coevolução como, por exemplo, pré-adaptações, heterocronia e alometria.

17- REFERÊNCIAS BIBLIOGRAFICAS

ARRUDA, V.L.V & SAZIMA, M. Polinização & Reprodução de *Celtis iguanaea* (jacq) Sarg. (Ulmaceae), uma espécie anemófila. Revista Brasileira de Botânica, V.11, P. 113 – 1222, 1998.

BARBOSA, A.A.A. *Horta brasiliiana* Vand. (Rutaceae), polinização por passeriformes no cerrado do sudeste brasileiro. Revista Brasileira de Botânica, V.12, Nº 1, P. 99 – 105, 1998.

CARVALHO, C.A.L. & MARCHINI, L.C. Plantas visitadas por *Apis mellifera* L. no Vale do Paraguaçu, Município de Castro Alves – BA. Revista Brasileira de Botânica, V.22, Nº 2 (suplemento), P. 333 – 338, 1999.

CARVALHO, R. & WEBBER, A. C. Biologia Floral de *Unonopsis guaterioides* (A. DC.) R. E. Fr. , uma Annonaceae polinizada por *Euglossini*. Revista Brasileira de Botânica, V.23, N. 4, P. 419 – 423, 2000.

FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. The Principles of Pollination Ecology. Third Revised Edition, New York, Pergamon, 1979, 244p.

FISCHER, E.A; JIMENEZ, F.A; SAZIMA, M. Polinização por morcegos duas espécies de Bombacaceae na Estação Ecológica de Juréia, São Paulo. Revista Brasileira de Botânica, V.15, P. 67 – 72, 1992.

FUTUYMA, D.J. Biologia Evolutiva, segunda edição, Ribeirão Preto – SP, FUNPEC, 1986, 631p.

GRANJA, M. & BARROS. Sistemas reprodutivos e polinização em espécies simpátricas de *Erythroxylum* P. Br. (Erythroxylaceae) do Brasil. Revista Brasileira de Botânica, V.22, N.2, P. 159 – 166, 1988.

GRIBEL, R. Biologia reprodutiva de plantas da Amazônia. Humanidades, Editora da UnB, N. 48, P. 111 – 119, Brasil, 2001.

HOWE, N.F & WESTLEY, L.C. Ecological Relations of Plants and Animals. Oxford University Press, New York, 1999, 273p.

JANZEN, D.H. Coleção Temas de Biologia, Ecologia Vegetal nos Trópicos. Editora da Universidade de São Paulo. V. 7, São Paulo – SP, 1977, 74p.

MACHADO, A.O & OLIVEIRA, P. E. A. M. Biologia Floral de *Casearia grandiflora* Camb. (Flacourtiaceae), Revista Brasileira de Botânica, V.23, N. 3, p. 283 – 290, 2000.

MACHADO, I.C & SAZIMA. Biologia da Polinização e Pilhagem por Beija-flores em *Ruellia asperula* Lindau (Acanthaceae) na caatinga, nordeste brasileiro. Revista Brasileira de Botânica. V. 18, N.1, P. 27 – 33, 1995.

MATIAS, L. A, BRAGA, P. I. S, FREIRE, A. G. Biologia Reprodutiva de *Constantiam cipoensis* Porto & Brade (Orchidaceae) edêmica da Serra do Cipó, Minas Gerais. Revista Brasileira de Botânica V. 19, N.1, P. 119 - 125, 1996.

PIEDEDE & L. H & RANGA, N.T. Ecologia da Polinização de *Galipea jasminiflora* Engler (Rutaceae). Revista Brasileira de Botânica. V. 16, N.2, P.151 – 157, 1993.

PIEDEDE –KILL, L.H & RANGA, N.T, Biologia & Sistema de Reprodução de *Jacquemontia multiflora* (Choisy) Hallier F. (Convolvulaceae). Revista Brasileira de Botânica. V.23, N.1, P.37 – 43, 2000.

POMBAL, E. C. P & MORLLATO, P.C. Polinização por Moscas em *Dendropanax cuneatum* Decne & Planch. (Araliaceae) em florestas semidecídua no sudeste do Brasil. Revista Brasileira de Botânica. V.18, N.2, P. 157 – 162,

RAVEN, P. H, EVERT, R.F, EICHHORN, S.F. Biologia Vegetal, Sexta Edição, Rio de Janeiro – RJ, Guanabara Koogan, 2001, 906p.

RICKLEFS, R.E. A Economia da Natureza, Terceira Edição, Rio de Janeiro – RJ, Guanabara Koogan, 1996, 470p.

SANTOS, M.L, AFONSO, A. P, OLIVEIRA, P.E Biologia Floral de *Vochysia cinnamomea* Pohl (Vochysiaceae), em cerrados do Triangulo Mineiro, Minas Gerais. Revista Brasileira de Botânica. V. 20, N.2, P. 127 – 132, 1997.

SOARES, J.L. Dicionário Etimológico e Circunstanciado de Biologia, São Paulo, Editora Scipione, 1993, 534p.

STORER, T. I; USINGER, R.L, STEBBINS, R.C, NYBAKKEN, J.W Zoologia Geral, Sexta Edição, São Paulo – SP, Companhia Editora Nacional, 2000, 816p.